# Der Einfluß verschiedener Substanzen auf endogen-tagesperiodische Blattbewegungen

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der
Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen

vorgelegt von
JOHANNA BALTES
aus Castrop-Rauxel

1964

7906

# Der Einfluß verschiedener Substanzen auf endogen-tagesperiodische Blattbewegungen

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der
Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen

vorgelegt von
JOHANNA BALTES
aus Castrop-Rauxel

1964

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Tag der mündlichen Prüfung: 23.7.64

Dekan: Professor Dr. P. ROQUETTE

1. Berichterstatter: Professor Dr. E. BÜNNING

2. Berichterstatter: Professor Dr. H. METZNER

Fotodruck PRÄZIS · Tübingen

# INHALTSVERZEICHNIS


EINLEITUNG S. 1

MATERIAL UND METHODE S. 2

VERSUCHSERGEBNISSE S. 3

DIE WIRKUNG VON ÄTHYLALKOHOL.

a) Der Einfluß verschiedener Äthylalkoholkonzentrationen bei unterschiedlich langer Einwirkungszeit. S. 3

b) Die Einwirkung von Äthylalkohol zu verschiedenen Zeitpunkten im Zyklus. S. 5

c) Zwei- und mehrmalige Einwirkung von Äthylalkohol. S. 7

DIE EINWIRKUNG VON METHYLALKOHOL ZU BEGINN DES HEBUNGSMAXIMUMS. S. 8

DIE EINWIRKUNG VON PROPYLALKOHOL ZU BEGINN DES HEBUNGSMAXIMUMS. S. 9

DIE EINWIRKUNG VON DIGITONIN ZU BEGINN DES HEBUNGSMAXIMUMS. S. 10

DIE EINWIRKUNG VON SOLANIN ZU BEGINN DES HEBUNGSMAXIMUMS. S. 12

DIE EINWIRKUNG VON SCHWEREM WASSER.

a) Die Einwirkung von schwerem Wasser während der Blatthebung und Blattsenkung. S. 12

b) Die kontinuierliche Einwirkung von schwerem Wasser S. 14

DISKUSSION S. 15

ZUSAMMENFASSUNG S. 20

LITERATUR S. 22

TABELLEN 1 - 10

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547602_0032

# E I N L E I T U N G

Die Frage nach den biochemischen Grundlagen der endogenen Tagesrhythmik führte zu Versuchen, die Rhythmik durch chemische Faktoren zu beeinflussen. Der Erfolg war recht unbefriedigend (HASTINGS 1960, BÜNNING 1963, S.84 ff). BRUCE und PITTENDRIGH (1960) konnten bei der Rhythmik der phototaktischen Empfindlichkeit von Euglena durch schweres Wasser Periodenverlängerung und Phasenverschiebung feststellen. Bei Dauereinwirkung von Methyl-, Äthylalkohol und Theobromin (KELLER 1960) oder schwerem Wasser (BÜNNING und BALTES 1963) wurde eine Periodenverlängerung der Blattbewegung von Phaseolus multiflorus beobachtet. Digitonin wirkte hingegen in den meisten Fällen bei dauernder Einwirkung verkürzend auf die Perioden (KELLER 1960).

Bei vorübergehender Einwirkung höherer Konzentrationen von Äthylalkohol oder schwerem Wasser konnten Phasenverschiebungen nachgewiesen werden (BÜNNING und BALTES 1962, 1963).

Über die Fortsetzung dieser Versuche soll im folgenden berichtet werden. Es wurde geprüft, wie Methyl-, Äthyl-, Propylalkohol, Digitonin, Solanin und schweres Wasser bei kurzer Darbietung höherer Konzentrationen auf die Blattbewegung von Phaseolus multiflorus wirken.

In Analogie zu Licht- und Temperaturversuchen (BÜNNING 1963) ergaben sich folgende Fragen:
Ist die endogene Rhythmik von Phaseolus in den einzelnen Phasen gegenüber solchen chemischen Einflüssen unterschiedlich empfindlich?
Läßt sie sich durch sie steuern?

## M A T E R I A L und M E T H O D E

Als Versuchsobjekt diente Phaseolus multiflorus (Sorte Preisgewinner). Die Anzucht der Pflanzen erfolgte im Gewächshaus bei natürlichem Licht-Dunkel-Wechsel.

Im Alter von 21 bis 27 Tagen wurden die Pflanzen in zwei Klimakammern (22°C ± 0,5 und 23°C ± 0,5) übertragen und die Nachschwingungen im Dauerlicht bei ungefähr 300 - 600 Lux (gemessen in der Höhe der Versuchsblätter) registriert. Zur Beleuchtung dienten Leuchtstoffröhren (Osram L 40W /15-1 und Osram L 40W /22-1 im Verhältnis 1:1).

Die Pflanzen wurden stets bis auf den etwa 10 cm langen Stengel abgeschnitten und in bidestilliertes Wasser gestellt. Eine Plastikhaut, die zum Einstellen der Pflanzen durchbohrt war, verschloß die Versuchsgläschen, um Verdunstung zu verhindern. Da die erste Periode in ihrer Länge variierte (KELLER 1960), wurden die verschiedenen Versuchslösungen in der 2. bzw. 3.Periode geboten.

Die einzelnen Versuche liefen während der folgenden Monate:

| | |
|---|---|
| Versuche mit 3%, 15% und 32% Äthylalkohol: | Mai bis September |
| " " 2,5% Äthylalkohol: | Dezember bis Januar |
| " " Methylalkohol: | Januar |
| " " Propylalkohol: | Februar |
| " " Digitonin: | Mai |
| " " Solanin: | März |
| " " $D_2O$: | Mai bis Juli |

Die Substanzen (p.A.) stammten von der Firma Merck, Darmstadt, das schwere Wasser (Konzentration 99,5-99,8%) von der Firma Carl Roth, Karlsruhe.

Als Rolle zur Registrierung der Blattbewegung (KLEINHOONTE 1932) dienten Unruhwellen (Junghanswecker, Kaliber 2,31). Der Zeiger war durch Nähgarn, das über die Rolle führte, mit der wie üblich bandagierten Versuchspflanze verbunden. Ein zweiter Faden führte vom Zeiger aus über die Rolle zu einem zweiten gleich langen Draht, der das Gewicht des Zeigers kompensierte. Der Zeiger registrierte die Blatthebung als Kurvensenkung und umgekehrt die Blattsenkung als Kurvenhebung.

Bei der Auswertung der Blattbewegungskurven diente als Nullpunkt das erste Senkungsmaximum im Dauerlicht. Die zeitliche Lage und der zeitliche Abstand der aufeinanderfolgenden Senkungsmaxima wurde bestimmt. Die angegebenen Werte stellen Mittelwerte dar. Der mittlere Fehler wurde wie üblich berechnet. Jeder Versuch wurde mindestens mit 8 - 16 Pflanzen durchgeführt und häufig mehrfach wiederholt. Jede abgebildete Kurve ist eine Originalkurve, die ein typisches Beispiel des betreffenden Versuches repräsentiert, wobei die Auswahl der wiedergegebenen Kurven so erfolgte, daß die Lage der Senkungsmaxima den gefundenen Mittelwerten der Versuchsreihe entspricht.

Als Kontrolle dienten Bewegungskurven von abgeschnittenen Pflanzen, die in bidestilliertem Wasser standen. Im Abstand von 2 - 3 Monaten wurden regelmäßig Bewegungskurven von mindestens 8 Kontrollpflanzen registriert und die Versuche jeweils auf die zeitlich entsprechenden Kontrollwerte bezogen.

## V E R S U C H S E R G E B N I S S E

### D I E  W I R K U N G  V O N  Ä T H Y L A L K O H O L

a) DER EINFLUSS VERSCHIEDENER ÄTHYLALKOHOLKONZENTRATIONEN BEI UNTERSCHIEDLICH LANGER EINWIRKUNGSZEIT.

Bei Phaseolus multiflorus werden die Periodenlängen (KELLER 1960) und die Phasenlage (BÜNNING und BALTES 1962) durch Äthylalkohol stark beeinflußt.

Bei den folgenden Versuchen wurde der Äthylalkohol stets zu Anfang des Hebungsmaximums geboten. (Bei Nachschwingungen können die Blätter von Phaseolus multiflorus viele Stunden (bis zu 12) um die Lage des Hebungsmaximums oszillieren.). Eine bleibende oder vorübergehende Phasenverschiebung konnte durch 6-stündige Einwirkung von 15%igem [1] Äthylalkohol und durch 3-stündige Einwirkung von 32%igem Äthylalkohol erzielt werden (Abb.1b und c). Bei

---

[1] Der %-Gehalt der Alkohole ist stets in Volumenprozent angegeben.

3-stündiger Einwirkung von 25%igem Äthylalkohol wurde dieser Effekt bereits beobachtet (BÜNNING und BALTES 1962). Bei den meisten Versuchspflanzen ist ein Rückfall in die alte Phasenlage festzustellen. Eine Kurve, die eine bleibende Phasenverschiebung zeigt, ist in der Arbeit von BÜNNING und BALTES (1962), Kurve c, abgebildet.

Da die Senkungsmaxima der neuen Phasenlage nicht in allen Fällen so deutlich wie in den abgebildeten Kurven ausgeprägt sind, ist ihre genaue Lage nicht immer auszuwerten. Manchmal treten weitere Nebengipfel auf. Nach dem Rückfall in die normale Phasenlage liegt das Senkungsmaximum, das dem 3.Senkungsmaximum der Kontrolle entspricht, ungefähr 2 Stunden später (Tab.1). Die folgende Periode beträgt deshalb nur ungefähr 24 Stunden gegenüber 27,5 Stunden der Kontrollen. Die Lage des 4., 5. und 6.Senkungsmaximums stimmt wieder mit den Kontrollen überein.

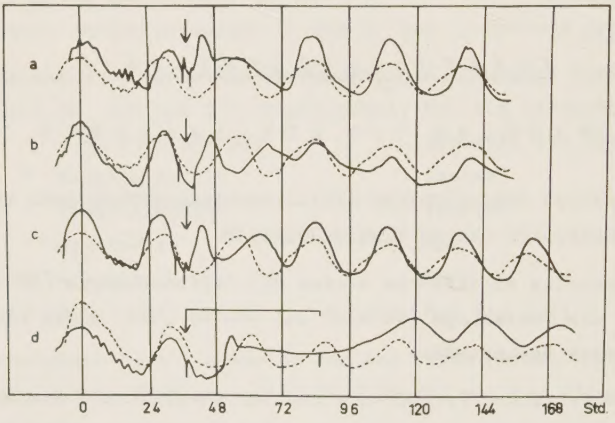


Abb.1: Der Einfluß verschiedener Äthylalkoholkonzentrationen bei unterschiedlich langer Einwirkungszeit.

a) 15% Äthylalkohol (3 Std.) Anfang des Hebungsmaximums
b) 15% Äthylalkohol (6 Std.) Anfang des Hebungsmaximums
c) 32% Äthylalkohol (3 Std.) Anfang des Hebungsmaximums
d) 2,5% Äthylalkohol (48 Std.)

——— = Bewegung der Versuchspflanze
..... = Bewegung der Kontrolle

Der Pfeil gibt die Zeit der Athylalkoholeinwirkung an.

Konzentrationen über 32% führten bei 3-stündiger Einwirkungsdauer zu Bewegungsverlust und Absterben der Pflanzen. Die Konzentrationen bis zu 32% vertrugen die Pflanzen bis auf einige Ausnahmen gut, nur der untere Stengelteil schrumpfte zusammen.

Bei 3-stündiger Einwirkung von 15%igem Äthylalkohol war keine Phasenverschiebung nachweisbar (Abb.1a, Tab.1). Das Senkungsmaximum, das kurz auf die Äthylalkoholbehandlung folgt, kann als ein unmittelbarer Turgoreffekt gedeutet werden. Die Phasen des weiteren Bewegungsverlaufes stimmten bei Versuchs- und Kontrollpflanzen überein.

Bei 48-stündiger Einwirkung von 2,5%igem Äthylalkohol wurde die rhythmische Blattbewegung unterdrückt (Abb.1d). Nach der Übertragung in bidestilliertes Wasser setzte die Blattbewegung nach einiger Zeit phasenverschoben wieder ein. Das erste Senkungsmaximum trat im Mittel 4,8 Stunden später als das der Kontrolle auf (Tab.2). Die anschließende Periode war etwas kürzer, im Mittel 25,3 Stunden gegenüber 27,3 Stunden der Kontrolle. Die folgende Phasenverschiebung war gering, da die weiteren Senkungsmaxima nur 2,8 und 2,7 Stunden später als die der Kontorlle lagen. Diese Differenz ist nicht gesichert.

b) DIE EINWIRKUNG VON ATHYLALKOHOL ZU VERSCHIEDENEN ZEITPUNKTEN IM ZYKLUS.

Die Phasen der endogenen Rhythmik sind gegenüber Licht- und Temperatursignalen verschieden empfindlich (Zusammenfassung BÜNNING 1963 und dort angegebene Literatur). Ob eine unterschiedliche Empfindlichkeit auch durch einen kurzfristigen chemischen Einfluß nachzuweisen ist, sollte zunächst mittels Äthylalkohol untersucht werden.

Der Äthylalkohol wurde zu folgenden Zeiten geboten:

1) Anfang des Hebungsmaximums
2) Anfang der Blattsenkung
3) Ende der Blattsenkung
4) Anfang der Blatthebung

Zu Anfang der Blatthebung und des Hebungsmaximums sowie am Ende der Blattsenkung bewirkte der Äthalalkohol bei den meisten Pflanzen eine vorübergehende Phasenverschiebung (Abb.2a, c, d), d.h. die Bewegung fiel nach einiger Zeit wieder in die alte Phasenlage zurück. Zu Anfang der Blattsenkung reagierten 40 - 60% der Pflanzen auf die Äthylalkoholeinwirkung mit Bewegungsverlust. Die übrigen Pflanzen zeigten meistens eine fortbestehende Phasenverschiebung. Aus der Größe des mittleren Fehlers (Tab.3) und aus Abb.3 ist ersichtlich, daß die Bewegung desynchronisiert verlief. Die Kurve b in Abb.2 und die entsprechenden Werte in Tab.3 stellen daher nur ein willkürlich ausgewähltes Beispiel einer Versuchsreihe dar.

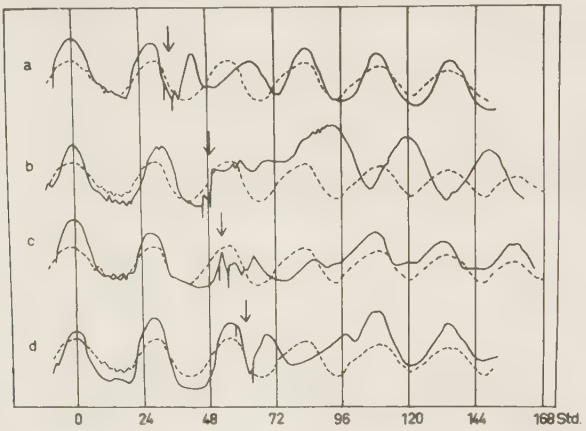


Abb.2: Die Einwirkung von Äthylalkohol zu verschiedenen Zeitpunkten im Zyklus.

a) 32% Äthylalkohol (3 Std.) Anfang des Hebungsmaximums
b) 32% Äthylalkohol (3 Std.) Anfang der Blattsenkung
c) 25% Äthylalkohol (3 Std.) Ende der Blattsenkung
d) 15% Äthylalkohol (6 Std.) Anfang der Blatthebung

———— = Bewegung der Versuchspflanze
..... = Bewegung der Kontrolle

Der Pfeil gibt die Zeit der Äthylalkoholeinwirkung an.

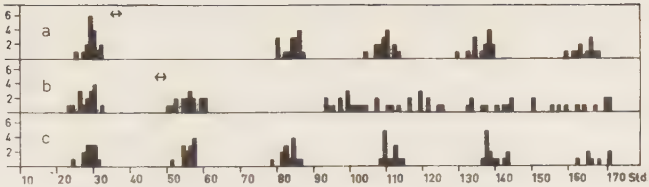


Abb.3: Die Lage der Senkungsmaxima der einzelnen Pflanzen nach der Einwirkung von Äthylalkohol.

Ordinate: Anzahl der Senkungsmaxima
Abszisse: Zeit in Stunden nach dem Nullpunkt

a) 32% Äthylalkohol (3 Std.) Anfang des Hebungsmaximums
b) 32% Äthylalkohol (3 Std.) Anfang der Blattsenkung
c) Kontrolle

Der Einfluß von Äthylalkohol zu Anfang der Blattsenkung (b) bewirkt also Desynchronisation.

c) ZWEI- UND MEHRMALIGE EINWIRKUNG VON ATHYLALKOHOL.

Die Phasenlage der endogenen Rhythmik wird durch Licht-Dunkel-Zyklen festgelegt. Diese Gesetzmäßigkeiten hat KLEINHOONTE für Blattbewegungen bereits 1929 an Canavalia ensiformis untersucht. Wurde täglich zur gleichen Zeit wenige Stunden Licht geboten, so verschoben sich die Phasen der endogenen Rhythmik dem neuen Zeitgeber entsprechend. Durch folgende Versuche sollte geklärt werden, ob die kurze tägliche Darbietung von Äthylalkohol ebenfalls die Phasen der endogenen Rhythmik steuern kann.

Wurde 25%iger Äthylalkohol 3-stündig an zwei aufeinanderfolgenden Tagen zur selben Zeit geboten, so trat nach jeder Äthylalkoholeinwirkung erneut eine Phasenverschiebung auf (Abb.4a).

Die 5-stündige Einwirkung von 3%igem Äthylalkohol an vier aufeinanderfolgenden Tagen zur gleichen Zeit konnte die Phasenlage nicht beeinflussen (Abb.4b, Tab.4). Die Periode, in welcher zum erstenmal Äthylalkohol geboten wurde, war auf 26,1 Stunden verkürzt, die darauf folgende Periode auf 30,2 Stunden verlängert. (Periodenlänge der Kontrolle = 27,5 bzw. 27,3 Stunden).

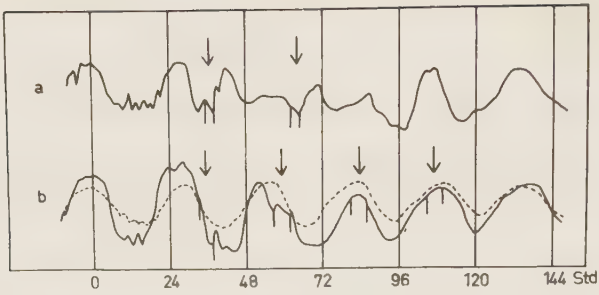


Abb.4: Tägliche kurze Einwirkung von Äthylalkohol.
a) 25% Äthylalkohol (3 Std.) 2 mal geboten
b) 3% Äthylalkohol (5 Std.) 4 mal geboten
——— = Bewegung der Versuchspflanze
..... = Bewegung der Kontrolle
Der Pfeil gibt die Zeit der Äthylalkoholeinwirkung an.

Die folgenden Periodenlängen waren normal. Der periodische Einfluß von Äthylalkoholkonzentrationen über 3% führte zu Störungen des Kurvenverlaufes, aber nicht zu einer Phasenverschiebung.

Diese Versuche zeigen, daß der Einfluß von kurzer täglicher Äthylalkoholdarbietung die Phasen der endogenen Rhythmik nicht steuert, mit den Beobachtungen mehrmaliger Lichteinwirkungen also nicht vergleichbar ist.

## D I E E I N W I R K U N G V O N M E T H Y L A L K O H O L Z U B E G I N N D E S H E B U N G S M A X I M U M S.

Bei Dauereinwirkung von Methylalkohol nimmt die Periodenlänge der Blattbewegung zu (KELLER 1960). Nach 3-stündiger Einwirkung von 20%igem Methylalkohol konnten verkürzte Übergangszyklen ("transients") beobachtet werden (Abb.5, Tab.5). Ihre Periodenlänge betrug 19,7 bzw. 17,4 Stunden im Mittel. Die Amplituden der "transients" waren verringert. Das folgende "steady state" ist phasenverschoben, und zwar liegen die Senkungsmaxima 5 - 6 Stunden früher als die Kontrollwerte. Das Auftreten von "transients"

wurde wiederholt für Licht- und Temperaturversuche beschrieben (DE COURSEY 1960, PITTENDRIGH 1960, EHRET 1960, MOSER 1962, ZIMMER 1962, BÜNNING und ZIMMER 1962, WAGNER 1963, BÜNNING 1963 u.a.).

Höhere Konzentrationen als 20% führten bei 3-stündiger Einwirkung zu Bewegungsverlust und Absterben der Pflanzen.

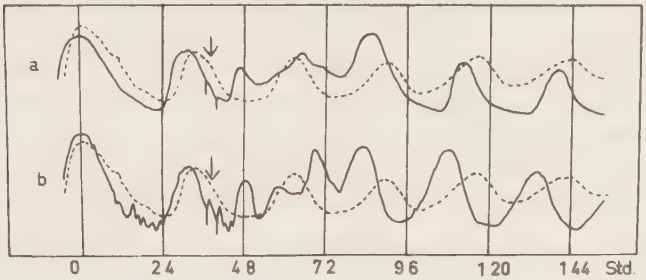


Abb.5: Die Einwirkung von Methylalkohol zu Anfang des Hebungsmaximums.

a) und b) 20% Methylalkohol (3 Std.)
Zwei Beispiele eines "transient behaviour"

———— = Bewegung der Versuchspflanze
..... = Bewegung der Kontrolle

Der Pfeil gibt die Zeit der Methylalkoholeinwirkung an.

## D I E  E I N W I R K U N G  V O N  P R O P Y L A L K O H O L  Z U  B E G I N N  D E S  H E B U N G S M A X I M U M S.

Der 3-stündige Einfluß von 15%igem Propylalkohol wirkte stark phasenverschiebend (Abb.6b, Tab.6). Unmittelbar nach der Propylalkoholeinwirkung ist die Bewegung gehemmt, nur Andeutungen weiterer Senkungsmaxima sind vorhanden. Der hohe mittlere Fehler (Tab.6) zeigt, daß der Propylalkoholeinfluß desynchronisierend wirkt. Schon bei 3-stündiger Einwirkung von 15%igem Propylalkohol verloren einige Pflanzen ihre Bewegungsfähigkeit, höhere Konzentrationen führten bei allen Pflanzen zu Bewegungsverlust und Absterben der Blätter.

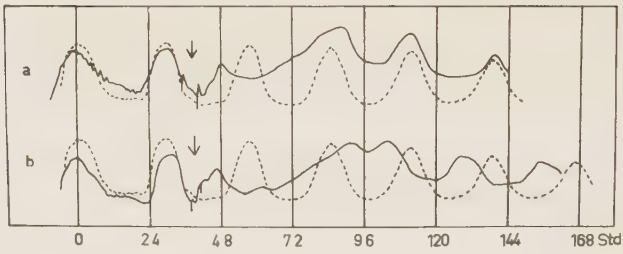


Abb.6: Die Einwirkung von Propylalkohol zu Anfang des Hebungsmaximums.

a) 5% Propylalkohol (5 Std.)
b) 15% Propylalkohol (3 Std.)

——— = Bewegung der Versuchspflanze
..... = Bewegung der Kontrolle

Der Pfeil zeigt die Zeit der Propylalkoholeinwirkung an.

Niedrige Konzentrationen von Propylalkohol, in diesem Fall 5%ig, zeigten bei 5-stündiger Einwirkungsdauer keine Veränderung der Phasenlage (Abb.6a, Tab.6). Das Senkungsmaximum, das kurz auf die Propylalkoholeinwirkung folgt, kann auch in diesem Fall als eine unmittelbare Beeinflussung des Turgors gedeutet werden. Setzt die normale Bewegung nach einiger Zeit wieder ein, so tritt deren erstes Senkungsmaximum, das dem 3. der Kontrolle entspricht, ungefähr 3 Stunden später auf. Die folgende Periodenlänge beträgt im Mittel 23,1 Stunden gegenüber 27,4 Stunden der Kontrolle. Die Lage des 4. und 5. Senkungsmaximums stimmte wieder mit den Kontrollwerten überein.

Bei der Einwirkung von Butylalkohol traten bei etwa 25% der Versuchspflanzen Phasenverschiebungen auf. Die übrigen Pflanzen zeigten ein Kurvenbild, das dem niedriger Propylalkoholkonzentrationen entspricht (Abb.6a). Genaue Angaben können nicht angeführt werden, da zu wenige Versuchswerte vorliegen.

## D I E  E I N W I R K U N G  V O N  D I G I T O N I N  Z U  B E G I N N  D E S  H E B U N G S M A X I M U M S .

Das Steroidsaponin Digitonin ist in geringer Konzentration wasserlöslich. Es wirkt grenzflächenaktiv und hämolytisch. Durch

Dauereinwirkung von 0,01%igem Digitonin sind bei Phaseolus multiflorus Periodenverkürzungen nachgewiesen (KELLER 1960).

Nach 3-stündiger Einwirkung von 0,25%igem Digitonin konnten "transients" mit verkürzter Periodenlänge von 19,8 und 18,7 Stunden beobachtet werden (Abb.7, Tab.7). Die Größe ihrer Amplituden war verringert. Die Senkungsmaxima der "transients" waren scharf und gut bestimmbar ausgeprägt. Mit dem 3.Senkungsmaximum nach dem Digitonineinfluß begann das phasenverschobene neue "steady state". Hierbei traten die Senkungsmaxima 4 - 7 Stunden früher als die Kontrollwerte auf. Die Periodenlängen betrugen im Mittel 26,3 und 25,3 Stunden gegenüber 27,5 und 27,1 Stunden der Kontrolle. Bei 10% der Versuchspflanzen war die Bewegung nach der Digitonineinwirkung in Teilschwingungen aufgelöst. Diese können als "transients" mit besonders kurzer Periodenlänge bezeichnet werden.

Bei 0,25%iger Digitonineinwirkung verloren 20% der Versuchspflanzen ihre Bewegungsfähigkeit. 0,5%iges Digitonin führte nach 4-stündiger Einwirkung zu vollständigem Bewegungsverlust.

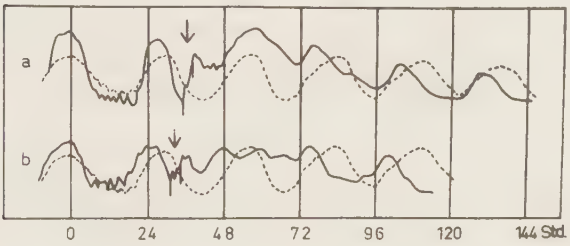


Abb.7: Die Einwirkung von Digitonin zu Anfang des Hebungsmaximums.

a) und b) 0,25% Digitonin (3 Std.)
a) Beispiel eines "transient behaviour"
b) Auflösung der Bewegung in Teilschwingungen

——— = Bewegung der Versuchspflanze
..... = Bewegung der Kontrolle

Der Pfeil zeigt die Zeit der Digitonineinwirkung an.

## D I E  E I N W I R K U N G  V O N  S O L A N I N  Z U  B E G I N N  D E S  H E B U N G S M A X I M U M S .

Solanin ist ein grenzflächenaktives und hämolytisch wirkendes Steroidalkaloid. Die Dauereinwirkung von 0,02%igem Solanin bedingt bei Phaseolus multiflorus zunächst Periodenverlängerung, dann Periodenverkürzung (KELLER 1960).

Der einmalige Einfluß von 0,1%igem Solanin wirkt bei 6-stündiger Einwirkung phasenverschiebend (Abb.8, Tab.8). Die Periode, in der Solanin geboten wird, ist im Mittelwert normal, die folgende im Mittel auf 23,9 Stunden verkürzt. Das 3., 4. und 5. Senkungsmaximum tritt ungefähr 6 Stunden früher als bei den Kontrollpflanzen auf.

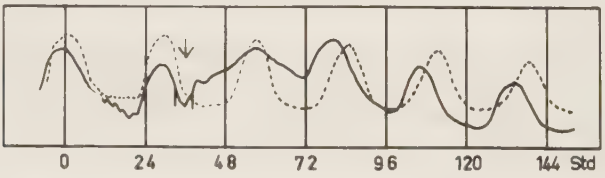


Abb.8: Die Einwirkung von Solanin zu Anfang des Hebungsmaximums. 0,1% Solanin (6Std.)

——— = Bewegung der Versuchspflanze
..... = Bewegung der Kontrolle

Der Pfeil zeigt die Zeit der Solaneinwirkung an.

## D I E  E I N W I R K U N G  V O N  S C H W E R E M  W A S S E R .

### a) DIE EINWIRKUNG VON SCHWEREM WASSER WÄHREND DER BLATTHEBUNG UND BLATTSENKUNG.

Schweres Wasser ($D_2O$) ist ein stabiles Isotop. Es wirkt Wachstum- und Mitose-hemmend (GROSS und SPINDEL 1960, KATZ 1960, MARSLAND und ZIMMERMAN 1963 u.a.). Bei Arbacia punctulata bewirkt eine $D_2O$-Behandlung eine Verfestigung der Gel-Struktur der äußeren zytoplasmatischen

Schichten (MARSLAND und ZIMMERMAN 1963). Die Periodenlängen und die Phasenlage bei der Rhythmik der phototaktischen Empfindlichkeit von Euglena können durch $D_2O$ stark beeinflußt werden (BRUCE und PITTENDRIGH 1960). Ähnliche Wirkung zeigt $D_2O$ auf die endogen tagesperiodischen Blattbewegungen von Phaseolus multiflorus (BÜNNING und BALTES 1963). Über die Fortsetzung dieser Versuche soll hier berichtet werden.

Bei 9-stündiger Einwirkung von $D_2O$ (99,5%) während des Hebungsmaximums sind Phasenverschiebungen nachzuweisen. Dabei können entweder verkürzte "transients" auftreten (siehe BÜNNING und BALTES 1963, Kurve c und d), oder die Bewegung verläuft nach der $D_2O$-Einwirkung vorübergehend in Teilschwingungen zwischen dem Senkungsmaximum und einer Mittellage der Oszillation (Abb.9a). Die Senkungsmaxima des neuen "steady state" liegen im Mittel 4 - 7 Stunden später als bei den Kontrollpflanzen. Die Bewegung verläuft aber desynchronisiert (Abb.10a). 6-stündige Einwirkung von $D_2O$ während des Hebungsmaximums führt noch nicht zu einer Veränderung der Phasenlage. Nach 12-stündiger Einwirkung von $D_2O$ verlieren die meisten Pflanzen ihre Bewegungsfähigkeit.

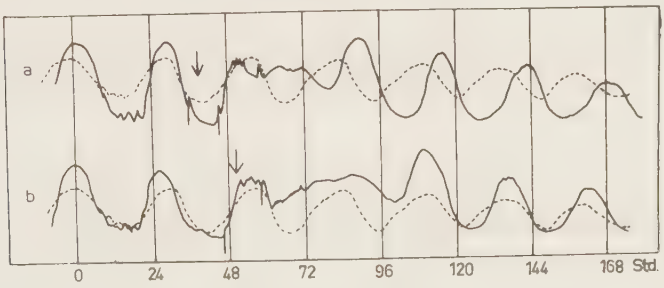


Abb.9: Die Einwirkung von $D_2O$ während der Blatthebung und Blattsenkung.

a) 99,5% $D_2O$ ( 9 Std.) während des Hebungsmaximums
b) 99,5% $D_2O$ (12 Std.) Während der Blattsenkung

———— = Bewegung der Versuchspflanze
..... = Bewegung der Kontrolle

Der Pfeil zeigt die Zeit der $D_2O$-Einwirkung an.

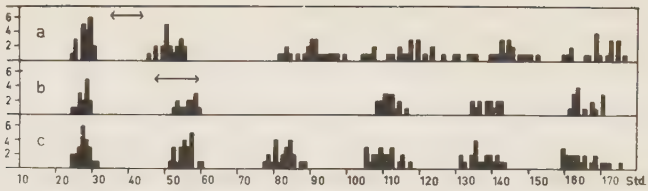


Abb.10: Die Lage der Senkungsmaxima der einzelnen Pflanzen nach der Einwirkung von $D_2O$.

Ordinate: Anzahl der Senkungsmaxima
Abszisse: Zeit in Stunden nach dem Nullpunkt

a) 99,5% $D_2O$ ( 9 Std.) während des Hebungsmaximums
b) 99,5% $D_2O$ (12 Std.) während der Blattsenkung
c) Kontrolle

Der Einfluß von $D_2O$ während des Hebungsmaximums (a) bewirkt also Desynchronisation.

Durch 9-, 12-, 15-stündige Einwirkung von $D_2O$ während der Senkung wird die Phasenlage der Rhythmik nicht beeinflußt (Abb.9b, Tab.9), nur unmittelbar nach der $D_2O$-Einwirkung war die Bewegung gestört. Bei diesen Versuchen ist zu beachten, daß die $D_2O$-Einwirkung zu Anfang der Senkung begann, jedoch noch während der folgenden Blatthebung andauerte.

99,5%iges $D_2O$ an 4 aufeinanderfolgenden Tagen zur selben Zeit jeweils 5 Stunden geboten, bewirkte keine Veränderung der Phasenlage.

b) DIE KONTINUIERLICHE EINWIRKUNG VON SCHWEREM WASSER.

Bei der kontinuierlichen Einwirkung von $D_2O$ nimmt die Periodenlänge von 27,5 auf etwa 30 - 31 Stunden zu (BÜNNING und BALTES 1963). Die Einzelwerte sind aus Tabelle 10 ersichtlich. Die Konzentrationen bis zu 50% $D_2O$ vertrugen die Pflanzen bis auf wenige Ausnahmen gut. Niedrigere Konzentrationen von 5 und 20% führten bei kontinuierlicher Einwirkung zu keiner Beeinflussung der Rhythmik. Auch Euglenen, die in 20%igem $D_2O$ kultiviert wurden, zeigten keine Periodenverlängerung (BRUCE und PITTENDRIGH 1960).

# D I S K U S S I O N

Beim Studium der tagesperiodischen Blattbewegungen von Phaseolus multiflorus muß unterschieden werden: erstens das schwingende endodiurnale System, das sich in der Blattbewegung äußert, aber ebensogut in anderen Vorgängen nachgewiesen werden kann, zweitens die Bewegungen selber und die ihnen zugrunde liegenden Turgor- und Stoffwechselprozesse (BÜNNING 1959). Veränderungen der Periodenlänge und der Phasenlage durch äußere Faktoren können Aufschluß geben über die Wirkung auf die endogene Rhythmik. Aber die Interpretation solcher Versuche ist immer dadurch erschwert, daß Einflüsse auf das endodiurnale System nicht leicht von Einflüssen auf die gesteuerten Vorgänge, in diesem Fall also die Bewegung, zu trennen sind.

Nach der Äthylalkoholeinwirkung folgt entweder eine bleibende oder eine vorübergehende Phasenverschiebung, nach der $D_2O$-Einwirkung "transients" oder zunächst Störung des Kurvenverlaufs, anschließend eine Phasenverschiebung oder nicht. Es ist daher nicht möglich, bei dem Einfluß chemischer Substanzen Empfindlichkeitskurven aufzustellen.

Dennoch zeigen die Phasen der endogenen Rhythmik gegenüber chemischen Einflüssen eine unterschiedliche Empfindlichkeit. Zu Beginn der Blattsenkung bewirkt Äthylalkohol bei den meisten Versuchspflanzen eine bleibende Phasenverschiebung (Abb.2b); die einzelnen Pflanzen bewegen sich desynchronisiert (Abb.3b). Zu den anderen untersuchten Phasen tritt meist eine vorübergehende Phasenverschiebung (Abb.2a,2c,2d), aber keine Desynchronisation (Abb.3a) auf. $D_2O$ verursacht während des Hebungsmaximums Phasenverschiebungen und Desynchronisation (Abb.9a und 10a), während der Blattsenkung keine Phasenverschiebung und keine Desynchronisation (Abb.9b und 10b).

Es könnte aber trotzdem eine gleiche Empfindlichkeit der Phasen gegenüber Äthylalkohol und $D_2O$ vorliegen. Die beschriebenen Versuche deuten darauf hin, daß die spätere Phasenlage in fester Relation zum Endpunkt der $D_2O$-Einwirkung steht. Dies ist nicht unwahrscheinlich, da $D_2O$ wegen seiner anderen physikalischen Eigenschaften (z.B. Viskosität, Dichte) längere Zeit benötigen könnte, um zum Wirkort zu gelangen. Das Ende der $D_2O$-Einwirkung während des Hebungsmaximums liegt zu Beginn der Blattsenkung (Abb.9a). Bei diesen Versuchen sind Phasenverschiebungen und Desynchronisation zu beobachten. Zu Beginn der Blattsenkung ist auch der stärkste Äthylalkoholeffekt nachzuweisen; bleibende Phasenverschiebung und Desynchronisation (Abb.2b,3b). Das Ende der $D_2O$-Einwirkung während der Blattsenkung liegt zu Beginn der Blatthebung (Abb.9b). Die Versuchspflanzen zeigen keine Phasenverschiebungen und keine Desynchronisation (Abb.9b und 10b).

Erfolgt eine Phasenverschiebung bei der Übertragung der Pflanzen aus $D_2O$ in Wasser zu einem ganz bestimmten Zeitpunkt des Zyklus, so kann auf eine empfindliche Phase der endogenen Rhythmik geschlossen werden. Eine solche scheint zu Beginn der Blattsenkung vorzuliegen. Versuche mit Euglena (BRUCE und PITTENDRIGH 1960) deuten ebenfalls daraufhin, daß der Zeitpunkt der Übertragung aus $D_2O$ zurück in Wasser für die spätere Phasenlage verantwortlich sein könnte.

Eine besondere Empfindlichkeit zu Beginn der Blattsenkung beobachteten auch BÜNNING und WAGNER (1963 S.55, Kurve B, Punkt B; siehe auch WAGNER 1963). Durch verschieden lange Abkühlung auf + 5°C werden abhängig vom Beginn der tiefen Temperatur Phasenverschiebungen hervorgerufen. Beginnt die Abkühlung während dieser Phase, so ist der Oszillator für die Abkühlungsdauer annähernd arretiert.

Zwar wäre es verfrüht, beim Einfluß von Äthylalkohol und $D_2O$ ein analoges Verhalten des Oszillators anzunehmen, doch fällt eine besondere Empfindlichkeit zu Beginn der Blattsenkung auch bei chemischen Einwirkungen auf.

Das Auftreten von "transients" ist oft als Argument für das Vorliegen von Pendelschwingungen bei endodiuranlen Rhythmen benutzt worden. BÜNNING (1963 S.81 ff), BÜNNING und ZIMMER (1962) zeigten aber an Hand eines "biologischen Modells", daß auch bei Kippschwingungen "transients" auftreten können. "transients"-Phänomene wurden bei Licht- und Temperaturversuchen gefunden und können durch mechanische Reize nachgewiesen werden (BÜNNING und ZIMMER 1962). Nach der Einwirkung von $D_2O$, Digitonin und Methylalkohol treten ebenfalls "transients" auf. Bei verschiedenen äußeren Einflüssen ist also das gleiche Phänomen zu beobachten. Dies deutet daraufhin, daß Substanzen in ähnlicher Weise wie z.B. Licht auf die endogene Rhythmik und die ihr zugrunde liegenden Zellvorgänge wirken können.

Ein weiteres Argument für das Vorliegen von Kippschwingungen bei endodiuranlen Rhythmen ist die leichte Synchronisierbarkeit durch Zeitgeber (BÜNNING 1963 S.80). Die Phasenlage der endogenen Rhythmik wird z.B. durch Licht-Dunkel-Zyklen festgelegt. Durch kurze, täglich in das Dauerdunkel eingeschobene Lichtphasen wird die Rhythmik so verschoben, daß im Verlauf einiger Tage diejenigen Phasen, die normalerweise an den Tag gebunden sind, mit jenen Lichtzeiten zusammenfallen (siehe BÜNNING 1963 S.63). Wenn chemische Faktoren in gleicher Weise wie etwa Licht die Phasen der endogenen Rhythmik steuern könnten, so müßte erwartet werden, daß durch einen täglich zur gleichen Zeit einwirkenden chemischen Reiz die Rhythmik sich so verschiebt, daß dieser Reiz dann immer eine bestimmte Phase trifft. Das ist aber nicht der Fall.

Nach der 3-stündigen Einwirkung von 25%igem Äthylalkohol tritt jedesmal erneut eine Phasenverschiebung auf (Abb.4a). Bei täglicher 5-stündiger Einwirkung von 3%igem Äthylalkohol wird mit jeder Äthylalkoholgabe eine andere Phase getroffen. (Die anfängliche Verkürzung der Periodenlänge nach der ersten Äthylalkoholeinwirkung und die folgende Verlängerung der anschließenden Periode kann als ein Kompensationseffekt oder als Schädigung, bzw. als Einschränkung der Energieversorgung gedeutet werden.) Durch die pe-

riodisch wiederholte Einwirkung von Äthylalkohol (oder von $D_2O$) kann die Phasenlage der endogenen Rhythmik also nicht gesteuert werden.

Das merkwürdige Phänomen des Rückfalls in die alte Phasenlage nach der Äthylalkoholeinwirkung ist vielleicht damit zu erklären, daß dieser die Phasenlage nur relativ schwach steuert. Man könnte sich denken, daß durch den Äthylalkohol zunächst nur einige Zellen in ihrer Phasenlage umgestimmt werden, was zu einer Phasenverschiebung der Blattbewegung führt. Die übrigen Zellen schwingen in der alten Phasenlage weiter. (Diese Annahme setzt theoretisch voraus, daß dabei die einzelnen Zellen unabhängig voneinander nach dem "Alles- oder-Nichts"-Gesetz reagieren.) Einige Tage nach der Äthylalkoholeinwirkung bestimmen jedoch die nicht beeinflußten Zellen wieder die Phasenlage, da der Zeitgeber für die umgestimmten Zellen nicht mehr vorhanden ist. BÜNNING (1963 S.62) diskutiert auf analoge Weise das Phänomen des Rückfalls in die alte Phasenlage an Hand der Versuche am Kartoffelkäfer.

Da die Periodenlänge der endogenen Tagesrhythmik allgemein nur sehr wenig temperaturabhängig ist (siehe besonders LEINWEBER 1956), wird die Bedeutung von Vorgängen an Oberflächen nahegelegt. Zu einer solchen Vermutung paßt auch die Wirksamkeit von Stoffen, die grenzflächenaktiv sind. Auch die Einflüsse von Alkohol und schwerem Wasser können in diesem Zusammenhang gesehen werden, obwohl andere Erklärungsmöglichkeiten ebensogut offen bleiben.

BÜNNING (1956) nahm an, daß den primären Phänomenen der endogenen Tagesrhythmik tagesperiodische Strukturveränderungen des Protoplasmas zugrunde liegen könnten, die mit Erscheinungen verwandt oder identisch sind, die auch in der Zytoplasmateilung während der Mitose mitwirken. Da Mitosegifte wie Äthyl- und Phenylurethane und Colchicin (BÜNNING 1956 und 1957) wie auch Theobromin und Theophyllin (KELLER 1960) Periodenverlängerung hervorrufen, scheint diese Annahme berechtigt. Wie erwähnt wirkt $D_2O$ ebenfalls hemmend auf die

Mitose, was besonders von MARSLAND und ZIMMERMAN (1963) für Pro-, Meta- und Anaphase bei Eiern von Arbacia punctulata nachgewiesen worden ist. Ferner erfährt die Gel-Struktur des peripheren Zytoplasmas der Arbacia-Eier eine Verfestigung. In der Arbeit von BÜNNING und BALTES (1963) wurde nachgewiesen, daß $D_2O$ Periodenverlängerung der endogenen Blattbewegung von Phaseolus bewirkt. BÜNNING und KÖNITZ (1962) konnten tagesperiodische Veränderungen im endoplasmatischen Reticulum nachweisen. So liegt es nahe, anzunehmen, daß im endoplasmatischen Reticulum "die Oberflächen gegeben sind, auf deren mgöliche Rolle die Wirkung chemischer Faktoren ..... hinweist" (BÜNNING 1963 S.94). Eine ausführliche Diskussion wäre jedoch verfrüht.

Zum Schluß soll auf die Fälle eingegangen werden, bei denen wahrscheinlich der Bewegungsmechanismus betroffen wurde. Bei den Versuchen mit 15%igem Äthylalkohol (Einwirkungsdauer 3 Stunden) und 5%igem Propylalkohol (Einwirkungsdauer 5 Stunden) kann die unmittelbar auf die Einwirkung folgende Senkung einer Beeinflussung des Bewegungsmechanismus zugeschrieben werden; die Phasenlage wird dabei nicht geändert. - Wenn der Oszillator nicht mehr schwingt, wie bei 48-stündiger Einwirkung von 2,5%igem Äthylalkohol, kann nicht unterschieden werden, ob nur der Bewegungsmechanismus oder die Rhyhtmik beeinflußt wurde. Die anschließende Phasenverschiebung ist gering und scheint wieder ausgeglichen zu werden, was auch darauf hindeutet, daß nicht das rhythmische System betroffen wurde, sondern eine Schädigung oder vielleicht eine Einschränkung der Energieversorgung vorliegt.

## Z U S A M M E N F A S S U N G

Versuche über den kurzfristigen Einfluß verschiedener Substanzen auf die endogen-tagesperiodischen Blattbewegungen von Phaseolus multiflorus führten zu folgenden Ergebnissen:

1. a) Äthylalkohol bewirkt nur bei relativ hoher Konzentration und nach entsprechend langer Einwirkung vorübergehende oder bleibende Phasenverschiebung.

   b) Die einzelnen Phasen der endogenen Rhythmik sind gegenüber der Einwirkung von Äthylalkohol unterschiedlich empfindlich. Zu Anfang der Blatthebung, Anfang des Hebungsmaximums, Ende der Blattsenkung bewirkt Äthylalkohol bei den meisten Versuchspflanzen eine vorübergehende Phasenverschiebung, auf die ein Rückfall in die ursprüngliche Phasenlage folgt. Zu Anfang der Blattsenkung bewirkt Äthylalkohol bei den meisten Pflanzen eine bleibende Phasenverschiebung; die Bewegung verläuft desynchronisiert.

   c) Die Phasen der endogenen Rhythmik lassen sich durch täglich zur gleichen Zeit gebotenen Äthylalkohol nicht mit diesen Darbietungen synchronisieren.

2. Die 3-stündige Einwirkung von 20%igem Methylalkohol zu Anfang des Hebungsmaximums bewirkt "transients" mit verkürzten Periodenlängen, verringerten Amplituden und anschließend Phasenverschiebung. Die Senkungsmaxima liegen ungefähr 5 - 6 Stunden früher als die der Kontrolle.

3. Die 3-stündige Einwirkung von 15%igem Propylalkohol zu Anfang des Hebungsmaximums bewirkt starke Phasenverschiebung und Desynchronisation nach vorübergehender Unterdrückung der rhythmischen Bewegung.

4. Die 3-stündige Einwirkung von 0,25%igem Digitonin zu Anfang des Hebungsmaximums bewirkt "transients" wie die Einwirkung von Methylalkohol.

5. Die 6-stündige Einwirkung von 0,1%igem Solanin zu Anfang des Hebungsmaximums bewirkt eine Phasenverschiebung . Die Senkungsmaxima liegen ungefähr 6 Stunden früher als die der Kontrolle.

6. Die Phasen der endogenen Rhythmik sind gegenüber dem Einfluß von $D_2O$ unterschiedlich empfindlich. Die 9-stündige Einwirkung von 99,5%igem $D_2O$ ruft während des Hebungsmaximums eine Phasenverschiebung, verbunden mit Desynchronisation, hervor. Die Senkungsmaxima liegen 4 - 7 Stunden später als die der Kontrolle. Die 9-, 12- und 15-stündige Einwirkung von 99,5%igem $D_2O$ während der Blattsenkung bewirkt keine Phasenverschiebung.

7. Die kontinuierliche Einwirkung von $D_2O$ führt zu Periodenverlängerung und damit verbundener Phasenverschiebung.

Herrn Prof.Dr.E.Bünning danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für sein stetes Interesse an ihrem Fortgang.

# L I T E R A T U R


BRUCE, V.G. and C.S.PITTENDRIGH: An effect of heavy water on the phase and period of the circadian rhythm in euglena. J.Cell.Comp.Physiol. 56, 25-31 (1960).

BÜNNING,E.: Versuche zur Beeinflussung der endogenen Tagesrhythmik durch chemische Faktoren. Z.Bot.44, 515-529 (1956).

---Über die Urethan-Vergiftung der endogenen Tagesrhythmik. Planta 48, 453-458 (1957).

---Tagesperiodische Bewegungen. In Handbuch der Pflanzenphysiologie. Bd. XVII/1, 579-656. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1959.

---und J.BALTES: Wirkung von Äthylalkohol auf die physiologische Uhr. Naturwissenschaften 49, 19 (1962).

---und W.KÖNITZ: Tagesperiodische Änderungen in den Kernmembranen. Naturwissenschaften 49, 20 (1962).

---und R.ZIMMER: Zur Deutung der Phasenverschiebungen und "transients" nach exogener Störung endogener Rhythmen. Planta 59, 1-14 (1962).

---Die physiologische Uhr. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1963.

---und J.BALTES: Zur Wirkung von schwerem Wasser auf die endogene Tagesrhythmik. Naturwissenschaften 50, 622 (1963).

DE COURSEY,P.J.: Effect of light on the circadian activity rhythm of the flying squirrel, Glaucomys volans. Z.vergl.Physiol. 44, 331-354 (1961).

EHRET,C.F.: Action spectra and nucleic acid metabolism in circadian rhythms at the cellular level. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25, 149-157 (1960).

GROSS,P.R. and W.SPINDEL: Mitotic arrest by deuterium oxide. Science 131, 37-38 (1960).

HASTINGS,J.W.: Biochemical aspects of rhythms: Phase shifting by chemicals. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25, 131-143 (1960).

KATZ,J.J.: The biology of heavy water. Sci.Am. 203, 106-116 (1960).

KELLER,S.: Über die Wirkung chemischer Faktoren auf die tagesperiodischen Blattbewegungen von Phaseolus multiflorus. Z.Bot. 48, 32-57 (1960).

KLEINHOONTE,A.: Über die durch das Licht regulierten autonomen Bewegungen der Canavalia-Blätter. Arch.néerl.Sci.ex.et nat. III b 5, 1-100 (1929).

---Untersuchungen über die autonomen Bewegungen der Primärblätter von Canavalia ensiformis DC. Jb.wiss.Bot. 75, 679-725 (1932).

LEINWEBER,J.F.: Über die Temperaturabhängigkeit der Periodenlänge bei der endogenen Tagesrhythmik von Phaseolus. Z.Bot. 44, 351-364 (1956).

MARSLAND,D. and A.M.ZIMMERMAN: Cell Division: Differential effects of heavy water upon the mechanisms of cytokinesis and karyokinesis in the eggs of Arbacia punctulata. Experimental Cell Research 30, 23-35 (1963).

MOSER,J.: Phasenverschiebungen der endogenen Tagesrhythmik bei Phaseolus durch Temperatur- und Lichtintensitätsänderungen. Planta 58, 199-219 (1962).

PITTENDRIGH,C.S.: Circadian rhythms and the circadian organization of living systems. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25, 159-182 (1960).

WAGNER,R.: Der Einfluß niedriger Temperatur auf die Phasenlage der endogen-tagesperiodischen Blattbewegungen von Phaseolus multiflorus. Z.Bot. 51, 179-204 (1963).

ZIMMER,R.: Phasenverschiebung und andere Störlichtwirkungen auf die endogen-tagesperiodischen Blütenblattbewegungen von Kalanchoë blossfeldiana. Planta 58, 283-300 (1962).

Tab.1: Der Einfluß verschiedener Äthylalkoholkonzentrationen bei unterschiedlich langer Einwirkungszeit. Zeitliche Lage der Senkungsmaxima 1-6, bezogen auf das 1.Senkungsmaximum im Dauerlicht und die daraus sich ergebende Periodenlänge P, angegeben in Stunden. mP = mittlere Periodenlänge der Kontrolle. In Klammern ( ) Zahl der Einzelwerte. Die unterstrichenen Zahlen geben die Differenz der Versuchswerte gegenüber den Kontrollwerten an. Der Einfluß von Äthylalkohol erfolgte jeweils in der 2.Periode zu Anfang des Hebungsmaximums.

| | Äthylalkohol 15% (3 Std.) | Äthylalkohol 15% (6 Std.) | Äthylalkohol 32% (3 Std.) | Kontrolle |
|---|---|---|---|---|
| P | 28,7 | 27,8 | 29,9 | 28,7 |
| 1 | 28,7 ± 0,6 (8) | 27,8 ± 0,6 (12) | 29,9 ± 0,5 (16) | 28,7 ± 0,4 (13) |
| P | | | | 26,9 |
| 2 | | | | 55,6 ± 0,4 (13) |
| P | | | | 27,7 |
| 3 | 82,9 ± 0,7 (8) 0,4 | 85,2 ± 0,8 (12) 1,9 | 85,5 ± 0,9 (16) 2,2 | 83,3 ± 0,5 (13) |
| P | 27,6 | 23,9 | 24,3 | 27,5 |
| 4 | 110,5 ± 0,8 (8) | 109,1 ± 0,7 (11) | 110,1 ± 0,7 (15) | 110,8 ± 0,6 (13) |
| P | 27,4 | 26,9 | 27,2 | 28,5 |
| 5 | 137,9 ± 0,9 (8) | 136,0 ± 1,0 (10) | 137,3 ± 1,0 (15) | 139,3 ± 0,8 (12) |
| P | 27,7 | 27,5 | 27,0 | 27,7 |
| 6 | 165,6 ± 0,6 (8) | 163,5 ± 1,1 (9) | 164,3 ± 1,2 (11) | 167,0 ± 1,5 (7) |
| mP | | | | 27,8 (71) |

Tab.2: Die 48-stündige Einwirkung von 2,5%igem Äthylalkohol. Zeitliche Lage der Senkungsmaxima 1-6, bezogen auf das 1.Senkungsmaximum im Dauerlicht und die daraus sich ergebende Periodenlänge P, angegeben in Stunden. mP = mittlere Periodenlänge der Kontrolle. In Klammern ( ) Zahl der Einzelwerte. Die unterstrichenen Zahlen geben die Differenz der Versuchswerte gegenüber den Kontrollwerten an. Der Einfluß des Äthylalkohols begann in der 2.Periode zu Anfang des Hebungsmaximums.

| | Äthylalkohol 2,5% (48 Std.) | Kontrolle |
|---|---|---|
| P | 31,7 | 32,6 |
| 1 | 31,7 ± 0,4 (15) | 32,6 ± 0,3 (23) |
| P | | 28,7 |
| 2 | | 61,3 ± 0,3 (23) |
| P | | 27,6 |
| 3 | | 88,9 ± 0,4 (23) |
| P | | 27,0 |
| 4 | 120,7 ± 0,7 (15) 4,8 | 115,9 ± 0,5 (22) |
| P | 25,3 | 27,3 |
| 5 | 146,0 ± 0,9 (14) 2,8 | 143,2 ± 0,7 (21) |
| P | 26,6 | 26,7 |
| 6 | 172,6 ± 2,7 (4) 2,7 | 169,9 ± 0,9 (17) |
| mP | | 28,3 (129) |

Tab.3: Die Einwirkung von Äthylalkohol zu verschiedenen Zeitpunkten im Zyklus. Zeitliche Lage der Senkungsmaxima 1-6, bezogen auf das 1.Senkungsmaximum im Dauerlicht und die daraus sich ergebende Periodenlänge P, angegeben in Stunden. mP = mittlere Periodenlänge der Kontrolle. In Klammern ( ) Zahl der Einzelwerte. Der Einfluß von Äthylalkohol erfolgte in der 2.Periode, nur bei dem Versuch zu Anfang der Blatthebung in der 3.Periode.

| | Äthylalkohol 32% (3 Std.) Anfang des Hebungsmaximums | Äthylalkohol 32% (3 Std.) Anfang der Blattsenkung | Äthylalkohol 25% (3 Std.) Ende der Blattsenkung | Äthylalkohol 15% (6 Std.) Anfang der Blatthebung | Kontrolle |
|---|---|---|---|---|---|
| P | 29,9 | 28,6 | 28,4 | 28,0 | 28,7 |
| 1 | 29,9 ± 0,5 (16) | 28,6 ± 0,9 (11) | 28,4 ± 0,6 (12) | 28,0 ± 0,8 (7) | 28,7 ± 0,4 (13) |
| P | | | 28,3 | 28,1 | 26,9 |
| 2 | | | 56,7 ± 0,8 (12) | 56,1 ± 0,7 (7) | 55,6 ± 0,4 (13) |
| P | | | | | 27,7 |
| 3 | 85,5 ± 0,9 (16) | | | | 83,3 ± 0,5 (13) |
| P | 24,3 | | | | 27,5 |
| 4 | 110,0 ± 0,7 (15) | 101,6 ± 2,0 (9) | 109,9 ± 1,6 (12) | 112,6 ± 1,6 (7) | 110,8 ± 0,6 (13) |
| P | 27,2 | 24,2 | 27,4 | 23,3 | 28,5 |
| 5 | 137,3 ± 1,0 (15) | 125,8 ± 2,2 (10) | 137,3 ± 1,6 (12) | 135,8 ± 0,8 (6) | 139,3 ± 0,8 (12) |
| P | 27,0 | 26,8 | 26,7 | 28,1 | 27,7 |
| 6 | 164,3 ± 1,2 (11) | 152,6 ± 2,5 (8) | 164,0 ± 1,8 (11) | 163,9 ± 1,3 (6) | 167,0 ± 1,5 (7) |
| mP | | | | | 27,8 (71) |

Tab.4: Die kurze tägliche Einwirkung von 3%igem Äthylalkohol (5 Std.) 4mal geboten. Zeitliche Lage der Senkungsmaxima 1-5, bezogen auf das 1.Senkungsmaximum im Dauerlicht und die daraus sich ergebende Periodenlänge der Kontrolle. mP = mittlere Periodenlänge der Kontrolle. In Klammern ( ) Zahl der Einzelwerte.

| | Äthylalkohol 3% (5 Std.) 4 x | Kontrolle |
|---|---|---|
| P | 29,2 | 28,6 |
| 1 | 29,2 ± 0,6 (13) | 28,6 ± 0,4 (8) |
| P | 26,1 | 27,5 |
| 2 | 55,3 ± 0,8 (13) | 56,1 ± 0,5 (8) |
| P | 30,2 | 27,3 |
| 3 | 85,5 ± 0,8 (13) | 83,4 ± 0,5 (8) |
| P | 26,6 | 28,0 |
| 4 | 112,1 ± 1,0 (13) | 111,4 ± 0,9 (8) |
| P | 27,4 | 27,5 |
| 5 | 139,5 ± 1,2 (12) | 138,9 ± 1,1 (8) |
| mP | | 27,8 (40) |

Tab.5: Die Einwirkung von Methylalkohol zu Anfang des Hebungsmaximums in der 2.Periode. Zeitliche Lage der Senkungsmaxima 1-5, bezogen auf das 1.Senkungsmaximum im Dauerlicht und die daraus sich ergebende Periodenlänge P, angegeben in Stunden. mP = mittlere Periodenlänge der Kontrolle. In Klammern ( ) die Zahl der Einzelwerte. Die unterstrichenen Zahlen geben die Differenz der Versuchswerte gegenüber den Kontrollwerten an.

| | Methylalkohol 20% (3 Std.) | | Kontrolle |
|---|---|---|---|
| P | 31,4 | P | 32,6 |
| 1 | 31,4 ± 0,5 (12) | 1 | 32,6 ± 0,3 (23) |
| P | 15,3 | | |
| Übergangszyklen | 46,7 ± 0,5 (12) | | |
| P | 19,7 | P | 28,7 |
| Übergangszyklen | 66,4 ± 0,9 (11) | 2 | 61,3 ± 0,3 (23) |
| P | 17,4 | P | 27,6 |
| 3 | 83,8 ± 1,2 (12) 5,1 | 3 | 88,9 ± 0,4 (23) |
| P | 26,3 | P | 27,0 |
| 4 | 110,1 ± 1,4 (12) 5,8 | 4 | 115,9 ± 0,5 (22) |
| P | 26,8 | | 27,3 |
| 5 | 136,9 ± 1,2 (12) 6,3 | 5 | 143,2 ± 0,7 (21) |
| | | mP | 28,3 (129) |

Tab.6: Die Einwirkung von Propylalkohol zu Anfang des Hebungsmaximums in der 2.Periode. Zeitliche Lage der Senkungsmaxima 1-6, bezogen auf das 1.Senkungsmaximum im Dauerlicht und die daraus sich ergebende Periodenlänge P, angegeben in Stunden. mP = mittlere Periodenlänge der Kontrolle. In Klammern ( ) Zahl der Einzelwerte. Die unterstrichenen Zahlen geben die Differenz der Versuchswerte gegenüber den Kontrollwerten an.

| | Propylalkohol 5% (5 Std.) | Propylalkohol 15% (3 Std.) | Kontrolle |
|---|---|---|---|
| P | 31,1 | 33,0 | 30,0 |
| 1 | 31,1 ± 0,4 (8) | 33,0 ± 0,8 (8) | 30,0 ± 0,4 (14) |
| P | | | 28,0 |
| 2 | | | 58,0 ± 0,4 (14) |
| P | | | 27,6 |
| 3 | 88,7 ± 0,4 (6) | | 85,6 ± 0,5 (14) |
| P | 23,1 | | 27,4 |
| 4 | 111,8 ± 0,7 (8) | 104,8 ± 1,9 (8) <u>8,2</u> | 113,0 ± 0,7 (14) |
| P | 28,0 | 27,2 | 26,8 |
| 5 | 139,8 ± 1,3 (8) | 132,0 ± 1,2 (8) <u>7,8</u> | 139,8 ± 0,7 (13) |
| P | | 28,1 | 28,0 |
| 6 | | 160,1 ± 2,2 (3) <u>7,7</u> | 167,8 ± 1,4 (12) |
| mP | | | 27,9 (81) |

Tab.7: Die Einwirkung von Digitonin zu Anfang des Hebungsmaximums in der 2.Periode. Zeitliche Lage der Senkungsmaxima 1-5, bezogen auf das 1.Senkungsmaximum im Dauerlicht und die daraus sich ergebende Periodenlänge P, angegeben in Stunden. mP = mittlere Periodenlänge der Kontrolle. In Klammern ( ) Zahl der Einzelwerte. Die unterstrichenen Zahlen geben die Differenz der Versuchswerte gegenüber den Kontrollwerten an.

| | Digitonin 0,25% (3 Std.) | | Kontrolle |
|---|---|---|---|
| P | 28,2 | P | 28,4 |
| 1 | 28,2 ± 0,5 (13) | 1 | 28,4 ± 0,3 (34) |
| P | 11,2 | | |
| Übergangszyklen | 39,4 ± 0,2 (12) | | |
| P | 19,8 | | |
| Übergangszyklen | 59,2 ± 0,6 (11) | 2 | 55,1 ± 0,4 (34) |
| P | 18,7 | P | 27,1 |
| 3 | 77,9 ± 0,7 (12) 4,3 | 3 | 82,2 ± 0,5 (34) |
| P | 26,3 | P | 27,5 |
| 4 | 104,2 ± 0,5 (13) 5,5 | 4 | 109,7 ± 0,6 (33) |
| P | 25,3 | P | 27,1 |
| 5 | 129,5 ± 0,9 (12) 7,3 | 5 | 136,8 ± 0,7 (33) |
| | | mP | 27,3 (200) |

Tab.8: Die Einwirkung von Solanin zu Anfang des Hebungsmaximums in der 2.Periode. Zeitliche Lage der Senkungsmaxima 1-5, bezogen auf das 1.Senkungsmaximum im Dauerlicht und die daraus sich ergebende Periodenlänge P, angegeben in Stunden. mP = mittlere Periodenlänge der Kontrolle. In Klammern ( ) die Zahl der Einzelwerte. Die unterstrichenen Zahlen geben die Differenz der Versuchswerte gegenüber den Kontrollwerten an.

| | Solanin 0,1% (6 Std.) | Kontrolle |
|---|---|---|
| P | 29,0 | 30,0 |
| 1 | 29,0 ± 0,6 (8) | 30,0 ± 0,4 (14) |
| P | 27,1 | 28,0 |
| 2 | 56,1 ± 0,9 (8) <u>1,9</u> | 58,0 ± 0,4 (14) |
| P | 23,9 | 27,6 |
| 3 | 80,0 ± 1,3 (8) <u>5,6</u> | 85,6 ± 0,5 (14) |
| P | 26,6 | 27,4 |
| 4 | 106,6 ± 1,3 (8) <u>6,4</u> | 113,0 ± 0,7 (14) |
| P | 27,3 | 26,8 |
| 5 | 133,9 ± 1,4 (8) <u>5,9</u> | 139,8 ± 0,7 (13) |
| mP | | 27,9 (81) |

Tab.9: Die Einwirkung von $D_2O$ während der Blatthebung und Blattsenkung. Zeitliche Lage der Senkungsmaxima 1-6, bezogen auf das 1.Senkungsmaximum im Dauerlicht und die daraus sich ergebende Periodenlänge P, angegeben in Stunden. mP = mittlere Periodenlänge der Kontrolle. In Klammern ( ) Zahl der Einzelwerte. Die unterstrichenen Zahlen geben die Differenz der Versuchswerte gegenüber den Kontrollwerten an. Der Einfluß von $D_2O$ begann jeweils in der 2.Periode.

| | $D_2O$ 99,5% (9 Std.) während des Hebungsmaximums | $D_2O$ 99,5% (9 Std.) während der Blattsenkung | $D_2O$ 99,5% (12 Std.) während der Blattsenkung | $D_2O$ 99,5% (15 Std.) während der Blattsenkung | Kontrolle |
|---|---|---|---|---|---|
| P | 28,1 | 27,7 | 26,8 | 28,6 | 28,4 |
| 1 | 28,1 ± 0,4 (21) | 27,7 ± 0,8 (4) | 26,8 ± 0,6 (7) | 28,6 ± 0,1 (3) | 28,4 ± 0,3 (34) |
| P | | 28,6 | 28,6 | 27,8 | 26,7 |
| 2 | | 56,3 ± 1,3 (4) | 55,4 ± 0,8 (7) | 56,4 ± 1,5 (2) | 55,1 ± 0,4 (34) |
| P | | | | | 27,1 |
| 3 | 89,6 ± 1,1 (21) <u>7,4</u> | | | | 82,2 ± 0,5 (34) |
| P | 25,7 | | | | 27,5 |
| 4 | 115,3 ± 1,3 (21) <u>5,6</u> | 111,4 ± 1,5 (4) | 111,6 ± 0,9 (7) | 111,8 ± 1,4 (3) | 109,7 ± 0,6 (33) |
| P | 27,0 | 27,2 | 26,7 | 27,1 | 27,1 |
| 5 | 142,3 ± 1,4 (21) <u>5,5</u> | 138,6 ± 1,6 (4) | 138,3 ± 1,1 (7) | 138,9 ± 2,4 (3) | 136,8 ± 0,7 (33) |
| P | 25,8 | 27,3 | 26,7 | 26,8 | 27,2 |
| 6 | 168,1 ± 1,3 (19) <u>4,1</u> | 165,9 ± 1,7 (4) | 165,0 ± 1,3 (7) | 165,7 ± 2,5 (3) | 164,0 ± 0,8 (32) |
| mP | | | | | 27,3 (200) |

Tab.10: Kontinuierliche Einwirkung von $D_2O$. Zeitliche Lage der Senkungsmaxima 1-5, bezogen auf das 1.Senkungsmaximum im Dauerlicht und die daraus sich ergebende Periodenlänge P, angegeben in Stunden. mP = mittlere Periodenlänge. In Klammern ( ) Zahl der Einzelwerte. Die unterstrichenen Zahlen geben die Differenz der Versuchswerte gegenüber den Kontrollwerten an.

| | $D_2O$ 20%, 50% (dauernd) | Kontrolle |
|---|---|---|
| P | 27,6 | 28,4 |
| 1 | 27,6 ± 0,5 (10) | 28,4 ± 0,3 (34) |
| P | 28,2 | 26,7 |
| 2 | 55,8 ± 0,5 (10) | 55,1 ± 0,4 (34) |
| P | 30,7 | 27,1 |
| 3 | 86,5 ± 0,6 (9) <u>4,3</u> | 82,2 ± 0,5 (34) |
| P | 30,0 | 27,5 |
| 4 | 116,5 ± 1,2 (7) <u>6,8</u> | 109,7 ± 0,6 (33) |
| P | 30,2 | 27,1 |
| 5 | 146,7 ± 1,2 (7) <u>9,9</u> | 136,8 ± 0,7 (33) |
| mP | | 27,3 (200) |

# L E B E N S L A U F .

Als Tochter des Tiefbauingenieurs Emil Baltes und seiner Ehefrau Irmgard Baltes, geb. Lindner, wurde ich am 25.Februar 1933 in Castrop-Rauxel geboren.

Nach den Volksschuljahren in Iserlohn und St.Pölten/Österreich besuchte ich die Oberschule in St.Pölten, das Neusprachliche Mädchen-Gymnasium in Herne und die Rudolf-Steiner-Schule in Wuppertal bis zum Abitur im Jahre 1953.

Im Sommersemester 1953 begann ich mein Hochschulstudium an der Universität Münster mit den Fächern Mathematik, Physik und Chemie.

Nach zwei Semestern wechselte ich an die Universität Tübingen, wo ich Botanik, Zoologie, Chemie und Physiologische Chemie studierte.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren und Dozenten
in Botanik: Bünning, Haupt, Mohr, Reinert, Zimmermann;
in Zoologie: Grell, Hassenstein, Krause, Möhres, Peters, Weber;
in Chemie: Butenandt, Klemm, Micheel, Rüdorff, Weitzel;
in Mathematik: Physik: Behnke, Kappler, Kossel, Stein.